

# **Insectos que escuchan como humanos: Mecanismos de producción de sonido y análisis de frecuencia auditiva en saltamontes (Orthoptera: Tettigoniidae)**

Insects that hear like humans: Mechanisms of sound production and auditory frequency analysis in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae)

Fernando Montealegre-Z.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Profesor de Biología sensorial y Biomecánica. School of Life Sciences, Riseholme Campus, University of Lincoln. Lincoln. LN2 2LG, United Kingdom. fmontealegrez@lincoln.ac.uk

---

**Resumen.** La comunicación acústica es esencial en muchos animales, los cuales necesitan escuchar no solo los sonidos de reconocimiento específico sino también los del medio ambiente para poder sobrevivir. Para esto, los animales terrestres deben de convertir la energía acústica contenida en las ondas de presión de sonido que viajan en el aire en señales neuronales. Los órganos de audición de muchos animales incluyendo los mamíferos pueden descomponer un sonido complejo en las diferentes frecuencias que lo integran. Esto se conoce como análisis de frecuencia. Curiosamente algunos insectos como los saltamontes (también conocidos como chapulines) de las selvas neotropicales, poseen mecanismos biofísicos de procesamiento auditivo equivalentes a los de los mamíferos. Aunque los oídos del saltamontes son muy pequeños y además están localizados en las patas anteriores, estos insectos experimentan las mismas etapas vitales de acople de vibraciones sonoras de aire a líquido, como también de amplificación y análisis de frecuencia. Esto lo logran mediante el uso de un sistema de palanca que cumple la misma función de los huesecillos del oído de los mamíferos pero que tiene diseño morfológico diferente. Además, a lo largo de la cadena de audición el análisis de frecuencias de sonido se basa en propagación de ondas a través de un medio líquido, como en la cóclea de los mamíferos. Por lo tanto, dos organismos no emparentados filogenéticamente, saltamontes (insectos) y mamíferos, han evolucionado una serie de soluciones convergentes a los problemas biofísicos de audición comunes, a pesar de que estas dependen de estructuras morfológicas diferentes.

**Palabras clave:** Cóclea, audición en insectos, fisiología del oído, *Crista acustica*, Membrana basilar.

**Abstract.** Acoustic communication is essential in many animals, which must detect not only intra-specific sounds but also other sounds from the environment relevant to their survival. In order to hear sounds from the environment, terrestrial animals must convert the acoustic energy contained in the airborne sound pressure waves into neural signals. The hearing organs

of many animals including mammals can decompose a complex sound in its different frequencies; this is known as frequency analysis. Interestingly some netropical insects like katydids (also known as bushcrickets), have biophysical mechanisms and auditory processing equivalent to those of mammals. Even though the katydid ears are very small and are located on the front legs, these insects perform the crucial stage of air-to-liquid impedance conversion, signal amplification, as well as frequency analysis. This is achieved by a lever system, which plays a role analogous to that of the middle ear ossicles in mammals, but have different morphological design. Moreover, along the chain of the hearing, frequency analysis relies on wave propagation through a fluid medium, as in the mammalian cochlea. Therefore, two phylogenetically unrelated organisms, katydids (insects) and mammals have evolved a number of similar solutions to common biophysical hearing problems, although these rely on different morphological structures.

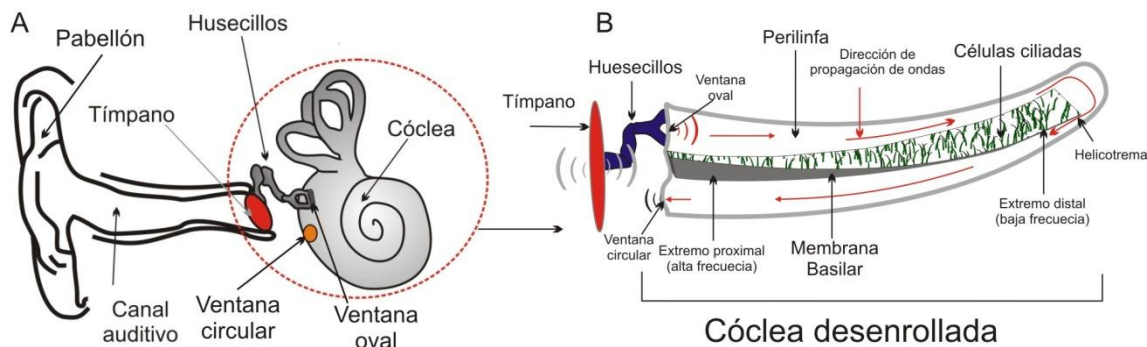
**Key words:** Cochlea, insect hearing, ear physiology, *Crista acustica*, basilar membrane.

## Introducción

En el reino animal muchas especies necesitan identificar sonidos del medio ambiente para incrementar sus chance de supervivencia. La comunicación acústica se da en muchos grupos desde los invertebrados hasta organismos superiores como los mamíferos. Para citar algunos ejemplos, los casos más estudiados de comunicación acústica se han enfocado en mamíferos (delfines, murciélagos y elefantes), aves, anfibios y en artrópodos (crustáceos e insectos) (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Pero debido a su diversidad biológica, los insectos conforman un gran porcentaje de la comunidad que invade el espacio acústico de muchos hábitats terrestres. Ejemplos concretos son las cigarras (Cicadidae), los grillos (Gryllidae) y los saltamontes (Tettigoniidae). En los Tettigoniidae el macho canta para atraer a sus hembras co-específicas con fines reproductivos (Robinson y Hall 2002). Los cantos se producen por estridulación tegminal: una de las alas anteriores posee una vena modificada con una serie de dientecillos y la otra tiene un borde esclerotizado en el margen anal en forma de raspador (Morris 1999). El sonido es generado entonces mediante el frotamiento de las alas anteriores y las frecuencias sonoras que estos insectos explotan varían aproximadamente desde 5 kilohercios (kHz) hasta 150 kHz, según la especie (Montealegre-Z. 2009). Desde éste punto de vista, el sistema auditivo funciona en un contexto social para facilitar la comunicación intraespecífica. Sin embargo, en la naturaleza los animales están expuestos a muchos otros sonidos que necesitan ser reconocidos. Por ejemplo, una gran mayoría de especies se han adaptado a la vida nocturna, incluyendo los Tettigoniidae, y en la noche el ruido ambiental incrementa en gran proporción (en unos 20 decibeles en relación con el ruido ambiental diurno) después de la puesta del sol (Lang *et al.* 2006). El ruido ambiental se compone de muchos sonidos con frecuencias diferentes que ocurren a la vez; unos permanentes durante todo el día como los sonidos de los ríos (rápidos y caídas de agua), y otros

temporales y cambiantes como los cantos de animales nocturnos, la lluvia, el viento, etc. Por lo tanto, además de los sonidos específicos, en muchas especies el sistema auditivo debe estar capacitado para detectar una gama amplia de frecuencias. Esta banda ancha debe abarcar sonidos que se identifiquen como amenazas potenciales; por ejemplo, los ultrasonidos producidos por los murciélagos insectívoros para navegar y buscar alimento en las noches (Belwood y Morris 1987; Faure y Hoy 2000). El oído de los Tettigoniidae ha evolucionado para funcionar de esta forma. El objetivo de este documento es presentar detalladamente la funcionalidad auditiva, haciendo un paralelo entre el oído de los Tettigoniidae y el de los mamíferos.

En los mamíferos, la audición depende de tres etapas vitales en el procesamiento de señales acústicas: 1) Transformación de ondas sonoras de presión en vibraciones mecánicas (mediante una membrana timpánica). 2) Acoplamiento y amplificación de la energía mecánica a través de un mecanismo de palancas (los huesecillos). 3) Análisis de frecuencia y amplificación a nivel neural (Fettiplace y Hackney 2006) (Fig. 1A). El acoplamiento de energía ocurre entre dos medios diferentes, gas (ondas que se desplazan en el aire) y líquido (el fluido coclear) (Palghat Udayashankar *et al.* 2012). Dentro de la cóclea las ondas se propagan en una dirección y se descomponen en sus frecuencias gracias a las propiedades anisotrópicas de la membrana basilar (Ramamoorthy *et al.* 2010; Vater y Kössl 2011). Esto produce un gradiente de selección que hace que las vibraciones se desplacen en el fluido de la cóclea en una sola dirección (Fig. 1B). (Una explicación más detallada de este proceso se ofrece durante el desarrollo de este documento.)



**Figura 1.** El oído del mamífero. A. Anatomía general del oído humano. B. Versión simplificada del oído mostrando la cóclea extendida para facilitar explicación sobre su funcionalidad (ver texto).

Entre los insectos los mecanismos que determinan la sensibilidad de frecuencia de los receptores auditivos individuales varían. En la langosta (Orthoptera: Acrididae) por ejemplo, la membrana del tímpano, situada en la parte lateral del abdomen, actúa como un filtro mecánico para la descomposición y análisis de frecuencias. La descomposición de frecuencias sonoras a este nivel es posible debido a las propiedades anisotrópicas de la membrana timpánica (Windmill *et al.* 2005). Sin embargo este mecanismo es muy simple debido a que la captura de sonido y análisis de frecuencias sucede en el mismo sitio (la membrana timpánica), por lo tanto tiene muchas

limitaciones. No obstante en el oído de los chapulines o saltamontes (Orthoptera: Tettigoniidae) existen mecanismos de análisis de frecuencia diferentes más complejos (Oldfield 1982; Romer 1983; Montealegre-Z. *et al.* 2012; Palghat Udayashankar *et al.* 2012).

Sistemas auditivos complejos con mecanismo de acoplamiento y conversión de energía acústica aérea y dispersión de ondas en medio líquido, y además capacitados para descomponer frecuencias, se han identificado sólo en los vertebrados superiores, por ejemplo en los mamíferos. Recientemente el autor demostró que los saltamontes neotropicales utilizan un mecanismo de audición análogo al de los mamíferos, en el cual se evidencian los tres pasos cruciales mencionados anteriormente (Montealegre-Z. *et al.* 2012). Lo que constituye un caso trascendental de evolución convergente de la función del oído entre mamíferos y saltamontes. Esta tendencia demuestra que la sensibilidad auditiva y el análisis complejo de frecuencias pueden existir en sistemas auditivos a escalas diminutas, con bases funcionales análogas pero con diferente estructura anatómica.

### **Anatomía del oído del saltamontes**

En los saltamontes cada oído consta de un sistema sofisticado que incluye dos tímpanos: una membrana timpánica anterior y una posterior, situados en la parte proximal de la tibia en cada pata delantera (Fig. 2A). Los tímpanos están apoyados en un tubo lleno de aire derivado del sistema respiratorio (la tráquea acústica), la cual se origina en el espiráculo torácico, desde donde se extiende hacia delante, atravesando la cavidad femoral de la pata delantera, y terminando en la parte proximal de la tibia (Bailey 1993; Schumacher 1973) (Fig. 2A-D). En esta región el tubo traqueal se divide en dos ramas (una anterior y otra posterior), cada una de estas ramificaciones soporta una membrana timpánica (Fig. 2E). Visto en corte transversal este sistema auditivo es asimétrico, la rama traqueal anterior ocupa una gran parte de la superficie dorsal del órgano timpánico (Bailey 1990; Roessler *et al.* 2006) (Fig. 2E). Es en esta superficie triangular donde reposan las células mecanorreceptoras que forman la *crista acústica* (Fig. 2D,E); esta superficie se encuentra inmersa en el fluido contenido en la vesícula auditiva, un órgano de audición recientemente descubierto (Montealegre-Z. *et al.* 2012) (Fig. 2bc). Los mecanorreceptores en la *crista acústica* están organizados tonotópicamente, las células sensoriales que responden a frecuencias altas se encuentran en la parte distal de la *crista acústica* y aquellas con sensibilidad a frecuencias bajas se encuentran en la parte proximal (Oldfield 1982; Romer 1983) (Fig. 2D). Sin embargo, estas células sensoriales no están directamente en contacto con los tímpanos como ocurre en otros insectos con capacidades auditivas (por ejemplo, las langostas y las polillas) (Yack 2004; Robert 2005). La transformación de las ondas sonoras en señales neuronales y el análisis de frecuencia por lo tanto no se producen en la membrana timpánica en sí. En los Tettigoniidae las vibraciones sonoras se transmiten desde el tímpano hacia la vesícula auditiva usando como mecanismo de acoplamiento una estructura esclerotizada (la placa timpánica) que conecta el tímpano con la vesícula auditiva (Fig. 2C-E). Las frecuencias de estas vibraciones se descomponen subsecuentemente a nivel de la vesícula auditiva y la *crista acústica*. Esto indica que el acople y

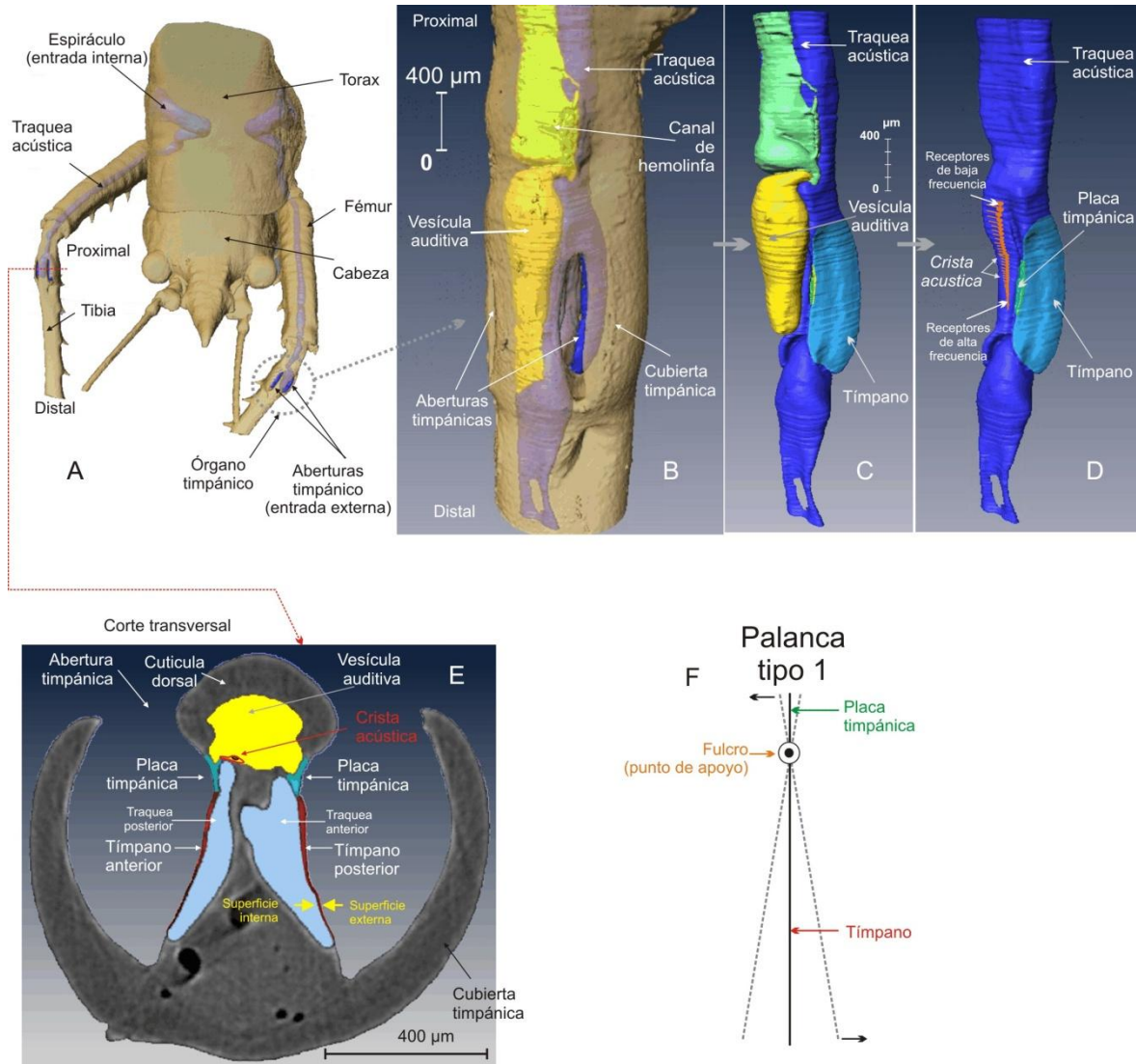
transmisión de energía se da de aire a líquido y que las vibraciones se propagan en el medio líquido en un gradiente que coincide con la organización tonotópica de *crista acústica*. En otras palabras, las ondas viajan en el líquido que cubre la *crista acústica*, exactamente de la zona de alta frecuencia hacia la zona de baja frecuencia, como en la cóclea de los mamíferos (Montealegre-Z. *et al.* 2012; Palghat Udayashankar *et al.* 2012).

En los siguientes segmentos se explica desde un punto de vista comparativo (en relación con oído del mamífero) la estructura y función del oído del saltamontes. Esta explicación se presenta paso a paso siguiendo las tres etapas de procesamiento de sonido vitales en la audición, desde la captación de sonido hasta la descomposición de frecuencias.

### **Captación del sonido**

Diferente del prototipo vertebrado, los oídos de los saltamontes ofrecen dos rutas principales de entrada de sonido: 1. el sonido llega directamente a la superficie externa de la membrana y / o 2. el sonido viaja internamente a través del tubo traqueal que conecta los tímpanos con el espiráculo torácico (Fig. 2A-E). La tráquea acústica representa la ruta principal de entrada de sonido en un gran número de especies (Heinrich *et al.* 1993; Lewis 1974). Sin embargo, las dos rutas de entrada de sonido al tímpano son importantes y ambas producen diferentes modos de amplificación y de velocidad de propagación de sonido. Por ejemplo, las vibraciones que llegan a la superficie externa del tímpano viajan en el aire a la velocidad normal del sonido (340.29 m/s a nivel del mar), pero las que llegan a la superficie interna viajan dentro de la tráquea a una velocidad menor (entre 150 y 250 m/s) (Michelsen *et al.* 1994). Por lo tanto en los saltamontes una señal acústica tiene dos tiempos de llegada al tímpano: el sonido llega primero a la superficie externa del tímpano, y unos milisegundos después el mismo sonido llega a la superficie interna con el efecto de amplificación que ofrece la tráquea acústica.

Es posible que la tráquea acústica de los saltamontes haya evolucionado como una forma de equilibrar la presión atmosférica en ambos lados de los tímpanos, así como las trompas de Eustaquio en artrópodos terrestres. Sin embargo en los mamíferos la entrada principal de sonido es el oído externo; las trompas de Eustaquio no conducen sonidos externos, sino ayudan a equilibrar las presiones de aire en ambas superficies del tímpano. Una vez establecido este mecanismo de equilibrio, subsecuentemente se seleccionó el desarrollo de un sistema traqueal menos ramificado y especializado en un solo tubo que pudo haber favorecido la captación y preamplificación de sonido antes de que este llegara a la superficie interna del tímpano (al igual que el pabellón auricular y el canal auditivo en el ser humano). Este tubo especializado también pudo haber favorecido el mejoramiento de la audición direccional debido a que la diferencia de llegada del sonido a las superficies externa e interna producen contrastes binaurales que permiten identificar la dirección del sonido.



**Figura 2.** El oído de *Copiphora gorgonensis* (Tettigoniidae) estudiado con micro-tomografía de rayos X. A. Anatomía general mostrando el oído en la parte proximal de la tibia anterior y los dos tímpanos en cada pata. Cada tímpano está respaldado por una cámara de aire o traquea acústica que es un tubo derivado del sistema respiratorio y que abre al exterior en el tórax a través del espiráculo torácico. B. Acercamiento del oído en la pata izquierda mostrando en detalle las aberturas timpánicas y los órganos internos del oído a través del exoesqueleto. C. Estructura interna del oído expuesta mediante la remoción del exoesqueleto de la pata. La vesícula auditiva (en amarillo) es un órgano recientemente descubierto y actúa en consorcio con la crista acústica para descomponer las vibraciones de las ondas de presión en sus respectivas frecuencias. D. La *crista acústica* en la superficie dorsal de la de la división anterior de la traquea expuesta después de remover la vesícula auditiva. E. Corte transversal del oído mostrando la división traqueal, la posición de los tímpanos y las respectivas placas timpánicas con respecto a la *crista acústica* y a la vesícula auditiva. Note el espesor de la cutícula dorsal que protege el fluido de la vesícula auditiva. F. Modelo físico de palanca tipo 1, para representar el movimiento del tímpano y placa timpánica.

### Acoplamiento de energía acústica de medio gaseoso a líquido: el oído medio del saltamontes

Una vez que las vibraciones llegan al tímpano estas deben ser transmitidas a un medio líquido para que se dé la descomposición de frecuencias. Este paso es el acoplamiento o transmisión eficiente de las vibraciones que viajan en el aire a las células receptoras inmersas en medio líquido (Montealegre-Z. *et al.* 2012). En los mamíferos esto se consigue mediante los osteocillos óticos, los cuales conectan el tímpano con la cóclea (u oído interno) (Figs. 1, 3). Los osteocillos óticos, son una cadena de tres huesos diminutos denominados por su arquitectura anatómica con el nombre del *Martelus* (martillo), el *Anvilus* (yunque) y el *Estribalis* (estribo). El estribo es el hueso mas pequeño del cuerpo humano y en la cadena de osteocillos éste incrusta en la cóclea a través de una pequeña ventana recubierta por una membrana, la ventana oval (Robles y Ruggero 2001), Fig. 1). La función de los osteocillos óticos (oído medio) es la de transformar las ondas sonoras que viajan en el aire en ondas sónicas que viajen en el medio del líquido perilinfático del oído interno (Bronzino 2006). En el oído medio, la estrecha conexión de estos huesecillos hace que la vibración del martillo se transmite al yunque y este golpea al estribo inmediatamente. Después de este proceso las ondas de presión entran a la cóclea por la ventana oval y crea cambios en la presión del fluido coclear. Debido a que el fluido es incompresible, la energía que no es convertida en impulsos eléctricos se libera por la ventana circular (Figs. 1B, 3C).

El tímpano de los mamíferos posee una gran superficie comparada con el área de la ventana oval, con proporción que varía entre 12.5 y 21.1 (en humanos es cerca de 17), no obstante al vibrar, la fuerza acumulada en la extensa superficie de la membrana timpánica se concentra sobre el área reducida de la membrana oval, lo cual produce un efecto de amplificación de la presión ejercida por el tímpano (Boistel *et al.* 2011). La relación superficie área entre tímpano y membrana oval y el mecanismo de palancas de los huesecillos produce entonces otro nivel de amplificación de energía en los mamíferos (Rosowski 1991; Ruggero y Temchin 2002; Slama *et al.* 2010). Por lo tanto las vibraciones que llegan a la cóclea han pasado previamente por dos niveles de amplificación: el oído externo (pabellón auricular y canal auditivo) que funciona como cuerno exponencial (Ruggero y Temchin 2002), y el oído medio que amplifica mecánicamente la vibraciones y las acopla al oído interno (Purves *et al.* 2012).

Este nivel de acoplamiento también existe en el oído del saltamontes en su esfuerzo de transmisión de energía de aire a líquido (Fig. 3). En los saltamontes esa tarea se realiza mediante la placa timpánica, que es un parche esclerotizado de cutícula derivada de la membrana timpánica (Figs. 2C-E). El área de la membrana timpánica es mayor que el área de contacto con el medio líquido (es decir que el área de la placa timpánica), con una proporción que varía entre 12 y 15 (dependiendo de la especie) (Montealegre-Z. *et al.* 2012). Este valor se encuentra entre el intervalo de proporción estimado entre el tímpano y la ventana oval en mamíferos (Boistel *et al.* 2011).

La función de la placa timpánica que sirve de acople entre el tímpano y el conjunto vesícula auditiva-crista acústica en saltamontes, fue descubierta recientemente (Montealegre-Z *et*

al. 2012), lo que explica que su importancia no fuera resaltada en trabajos anteriores relacionadas con este tema (Rossler y Kalmring 1994; Palghat Udayashankar *et al.* 2012). La placa y la membrana timpánica vibran con fase opuesta (Fig. 4A, B); sin embargo, el tímpano vibra con gran desplazamiento y baja fuerza, ejerciendo una fuerza mayor sobre el área diminuta de la placa timpánica, la cual a su vez se mueve con desplazamiento breve (Fig. 4C). Esta acción se da por un sistema de palanca de tipo 1 (Fig. 2F, Montealegre-Z. *et al.* 2012). Dado las proporciones de la membrana y placa timpánicas, este sistema de palanca resulta en una relación de conversión 1:10 entre el esfuerzo (placa timpánica) y de carga (placa-timpánica y fluido).

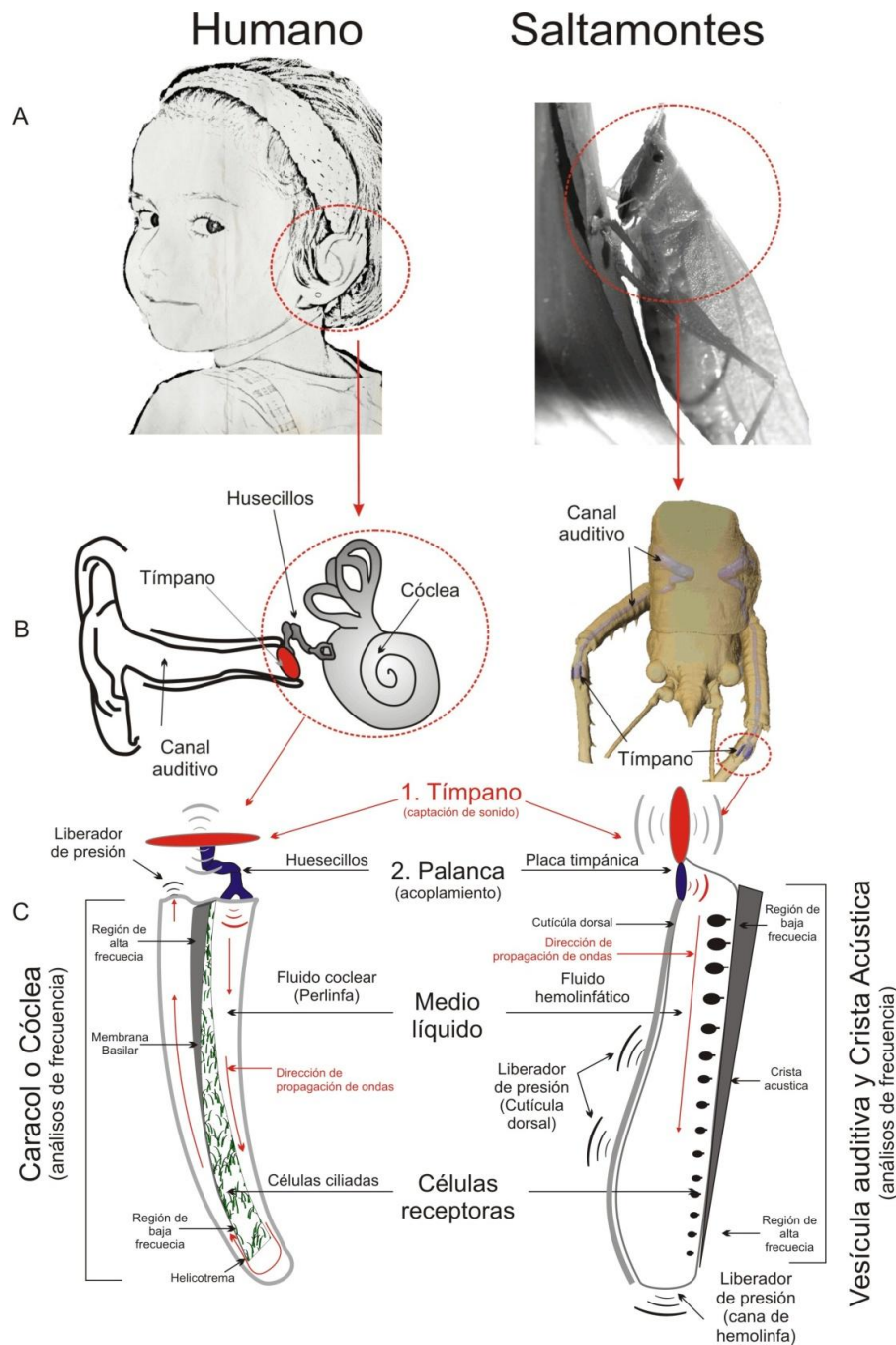
Se desconoce si la anatomía interna y el mecanismo de conversión de impedancia aquí descritos se da en todas las especies de saltamontes (unas 6500 especies conocidas). El modelo descrito se obtuvo principalmente en una sola especie (*Copiphora gorgonensis*) y se ha confirmado en tres más.

En estas cuatro especies de saltamontes la membrana y la placa timpánicas están asociadas anatómicamente pero son estructuras claramente distintas. En *C. gorgonensis* la membrana timpánica es delgada (6-16 micras) y ambas superficies de la membrana están en contacto con el aire del medio que las rodea. Por otro lado la placa timpánica es más gruesa (20-30µm) y a diferencia de la membrana timpánica, la superficie externa está en contacto con el aire del medio y la interna con el fluido de la vesícula auditiva (Figs. 2E, 3C).

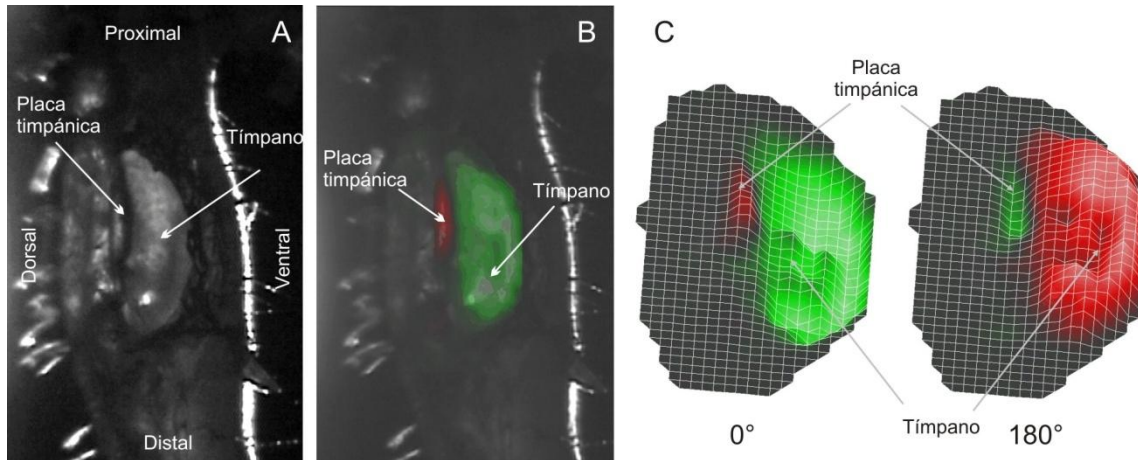
El contorno de toda la membrana timpánica es claramente en forma de riñón en las especies de saltamontes que han sido estudiadas (Figs. 4A, B). La placa timpánica esta situada cerca de la curvatura dorsal de este contorno y conecta con el segmento más distal de la superficie de la *crista acustica* (Fig. 2C-E). La mecánica vibratoria del tímpano, obtenida mediante vibrometría láser, indica que esta forma específica de riñón puede servir para canalizar las vibraciones del tímpano hacia placa timpánica, la cual a su vez se comunica con la vesícula auditiva. Membranas timpánicas en forma de riñón, observadas en algunas estas especies de saltamontes pero ausentes en otras, podrían ser indicio de este elaborado sistema conversión de impedancia y análisis de frecuencia.

### **Descomposición espectral y ondas de propagación en medio liquido: el oído interno del saltamontes**

Para llevar a cabo el análisis de frecuencia (o análisis espectral) los oídos cuentan con células receptores individuales que se encuentran por lo general inmersas en fluido, las cuales además presentan respuesta natural y sensibilidad a ciertas frecuencias (Purves *et al.* 2012). La respuesta y especialización de cada célula está directamente relacionada con su ubicación dentro del órgano receptor y se conoce como tonotopía. El ejemplo más conocido es la organización tonotópica que incrementa la sensibilidad a diferentes frecuencias a lo largo de la membrana basilar en la cóclea de los mamíferos (Robles *et al.* 1986). Por organización tonotópica se entiende que cada célula ciliada en la membrana basilar responde a una frecuencia específica de acuerdo



**Figura 3.** Anatomía comparada del oído del saltamontes y el del mamífero. A. Ubicación del oído en ambos organismos. En los mamíferos los oídos se encuentran en el cráneo, y en los saltamontes en las patas anteriores. B. Anatomía general del oído en ambos grupos. Ambos organismos tienen adaptaciones para recolectar y preamplificar las vibraciones sonoras que viajan en el aire (un canal auditivo). C. Representación gráfica del funcionamiento del oído en ambos grupos. Ambos organismos utilizan los tres pasos básicos de procesamiento auditivo de señales acústicas. 1. Captación de sonido y preamplificación, 2) Conversión de impedancia y segundo estado de amplificación (transmisión de energía acústica de medio gaseoso a líquido), 3) Análisis de frecuencia y tercer estado de amplificación.



**Figura 4.** Anatomía externa del tímpano. A. Tímpano anterior de la pata derecha, expuesto mediante la eliminación de la cubierta timpánica; note la forma de riñón del tímpano y su asociación con la placa timpánica. B. Mapa de vibración del tímpano y la placa timpánica. El color rojo indica fase positiva, y el verde fase negativa. Las dos estructuras, tímpano y placa timpánica vibran con fase opuesta de 180 grados. C. Mapa de vibración en 3D obtenido con vibrometría Laser.

con su ubicación a lo largo de la membrana basilar. En la cóclea las células ciliadas sensoriales se distribuyen como un conjunto ordenado lineal a lo largo de la membrana basilar. La membrana basilar presenta un gradiente de rigidez, anchura y grosor, siendo angosta y gruesa en su parte proximal y más ancha y delgada en su parte distal (Figs. 1, 3C). La región proximal por lo tanto presenta resonancia a frecuencias altas y la región distal a frecuencias bajas (Robles *et al.* 1986; 1988; 1997). De acuerdo con este gradiente, los receptores sensibles a frecuencias altas están situados en el extremo proximal y los sensibles a frecuencias bajas en el extremo distal de la membrana basilar (Fig. 3C). Los receptores de frecuencias intermedias yacen entre estos dos extremos. Aunque es la membrana basilar la que analiza y descompone las frecuencias de las ondas de presión, las células que en realidad decodifican esta información y la envían al cerebro se encuentran en el órgano de Corti. El órgano de Corti tiene estructuras altamente especializadas que responden a las vibraciones transmitidas por el fluido en la cóclea y contiene entre 15.000-20.000 receptores del nervio auditivo y cada receptor tiene su propia célula ciliada (Greenberg 1997; Elliott y Shera 2012).

El oído interno del saltamontes lo integran la *crista acústica* y la vesícula auditiva que baña las células mecanorreceptoras organizadas tonotópicamente (Figs. 2C, D). La vesícula auditiva forma una cavidad parcialmente encerrada, la cual es angosta y ciega en su extremo distal y expandida y abierta en su extremo proximal; donde conecta con el canal principal de hemolinfa (hemolinfa es la sangre del insecto) a través de una constricción de diámetro variable en las diferentes especies (Fig. 2C). En las cuatro especies neotropicales estudiadas a fondo por el grupo de investigación del autor, generalmente se ha observado que los dos extremos de la vesícula

auditiva llevan cada uno un tapón de material coloidal; actualmente se desconoce la naturaleza y función de esta estructura.

Como observa en la figura 2D, la superficie de la *crista acustica* es triangular y algo convexa, angosta en su parte distal y ancha en su parte proximal. La vesícula toma esta misma forma debido a que ésta cubre la superficie de la *crista acustica*, pero su forma es mas globular y voluminosa que plana (Fig. 2C). La cercana asociación entre la vesícula auditiva y *crista acustica* no se conocía antes debido a que tradicionalmente la cavidad de la vesícula era considerada simplemente como una continuación del canal hemolinfático en la pata anterior (Rossler *et al.* 1994; Palghat Udayashankar *et al.* 2012). La vesícula auditiva es un componente importante del órgano de audición del saltamontes porque ésta proporciona un medio adecuado para la propagación de ondas y además facilita la descomposición de frecuencias y produce un paso adicional en la amplificación. La evacuación del fluido de la vesícula altera notablemente el sistema, por ejemplo cambia la fase de vibración del tímpano y de la respectiva placa timpánica, afecta negativamente la propagación de ondas y al parecer reduce la respuesta eléctrica de las células receptoras de la *crista acustica* (datos del autor aun no publicados). Esto sugiere que además de proporcionar estabilidad hidrostática, la vesícula auditiva posee una composición química especial. Análisis preliminares de la composición química de la vesícula auditiva indican que su fluido no es hemolinfa, sino que contiene lípidos y quizás cationes que facilitan la propagación de las ondas y la transmisión eléctrica de estas a las células receptoras (Lomas *et al.* 2012; Montealegre-Z. *et al.* 2012). Lo cual indica que puede existir otro nivel de convergencia con el fluido perilinfático y endolinfático de la cóclea de los mamíferos.

Georg von Békésy fue galardonado con el Premio Nobel en 1961 por su descubrimiento de ondas de propagación (o viajeras) en la cóclea humana, realizando experimentos en cadáveres humanos frescos (von Békésy, 1960). Posteriormente, la existencia de ondas de propagación en vivo ha sido demostrada indirectamente en una amplia gama de especies animales (ej., Greenberg 1997; Robles y Ruggero 2001; Elliott y Shera 2012), en el oído del saltamontes se ha demostrado el mismo fenómeno (Montealegre-Z. *et al.* 2012; Palghat Udayashankar *et al.* 2012).

En el oído de los Tettigoniidae, una vez las vibraciones del tímpano han sido transmitidas a la vesícula auditiva, las ondas de presión viajan en una sola dirección desde la parte distal hasta la parte proximal de la vesícula. En otras palabras, las ondas se propagan desde la región más estrecha de la *crista acustica* (extremo distal) hacia su región ancha mas proximal. Las ondas de frecuencias altas transmiten mejor en el extremo estrecho, y las células de frecuencias bajas en el otro; como el la cóclea del mamífero se observa especialización en frecuencias intermedias entre los dos extremos (Montealegre-Z. *et al.* 2012; Palghat Udayashankar *et al.* 2012). Este gradiente y la dirección de propagación corresponde a la ubicación de las células receptores que se encuentran organizadas tonotópicamente: receptores con sensibilidad a frecuencias altas yacen en la parte angosta y distal de la superficie de la *crista acustica* mientras que aquellos con sensibilidad a frecuencias bajas se localizan en la parte ancha y proximal (Fig. 2D). Aunque no se tiene evidencia concreta de la estructura de la superficie traqueal que forma la *crista acustica*,

estudios con microtomografía de rayos X en las 4 especies estudiadas muestran que esta pared traqueal es más gruesa en su extremo angosto (extremo distal) que en su extremo ancho o parte proximal (Montealegre-Z. *et al.* en preparación). Por lo tanto la superficie de la *crista acustica* parece funcionar como la membrana basilar en la cóclea de los mamíferos: una estructura laminar con anisotropía mecánica que produce el gradiente tonotópico que se conoce. Como se explicó antes, la dispersión de ondas en la cóclea del mamífero se debe al acoplamiento entre el fluido coclear y la estructura de la membrana basilar; este acople y dependencia se observa también entre la *crista acustica* y el fluido de la vesícula auditiva (Figs. 3C, D).

Debido al complejo enrollamiento de la cóclea en los mamíferos la propagación de ondas en el fluido coclear se ha inferido con métodos indirectos y no mediante acceso directo, esto con el fin de reducir el riesgo de invasión y daño (Palghat Udayashankar *et al.* 2012). En los saltamontes el oído interno no es enrollado en forma de caracol sino lineal, lo cual facilita el acceso para monitorear la dispersión de ondas. Además la estructura y composición del oído en muchas especies permite acceder a estas vibraciones internas a través del exoesqueleto (cutícula dorsal) (Figs. 2E, 3C). Por lo tanto en los saltamontes es posible estudiar la dinámica del fluido del oído interno de una forma que es 100% no invasiva. Por ejemplo, la dispersión de ondas en el fluido de la vesícula auditiva se ha estudiado usando vibrometría láser y las vibraciones se pueden monitorean a través de la cutícula dorsal que protege la vesícula auditiva (Montealegre-Z. *et al.* 2012). Este método no requiere de la destrucción de la cutícula ni de la evacuación del fluido de la vesícula auditiva para exponer la superficie de la *crista acustica*. Estos resultados resaltan la importancia de la vesícula auditiva como medio de dispersión y potencialmente como medio de transmisión eléctrica, al igual que el fluido coclear. En los mamíferos, la remoción o alteración en la composición bioquímica del fluido coclear produce trastornos serios en la audición (Horner y Barkway 1986; Horner y Cazals 1990; Horner 1991) y es posible que el los saltamontes tenga el mismo resultado.

### **Sistema de disipación de las ondas de presión a través del medio líquido del oído**

En el oído de los mamíferos, las vibraciones transmitidas por la cadena de huesecillos a la ventana oval causan un cambio en la presión del fluido coclear. Puesto que los fluidos son incompresibles, los cambios de presión dentro del fluido coclear se deben compensar de alguna forma. Estos cambios de presión se liberan a través de la ventana circular (Fig. 1). Las vibraciones que entran por la ventana oval se transmiten en el fluido coclear desde la rampa vestibular hasta la rampa timpánica a través del helicotrema. Esto ayuda a conducir la energía de las ondas de presión (que no son convertidas en sonido por las células receptoras de la membrana basilar) hacia la ventana circular que, por su capacidad de plegarse, disipa esta energía (Wit *et al.* 2003). Por lo tanto, la ventana circular vibra con fase opuesta a la ventana oval; es decir una presión hacia dentro de la ventana oval se refleja como una presión hacia afuera de la ventana circular (Figs. 1, 3C).

En el saltamontes las vibraciones y las ondas que viajan en el oído interno se pueden registrar a través de la cutícula dorsal que protege la vesícula auditiva usando vibrometría láser (Montealegre-Z. *et al.* 2012). Esto es realmente sorprendente, pues esta cutícula es 10-20 veces más gruesa que las mismas membranas timpánicas (Fig. 2E) y sin embargo vibra (Montealegre-Z. *et al.* 2012). La respuesta vibratoria y actividad de la vesícula es casi tres veces más alta que la de los tímpanos. Por supuesto los resultados presentados por Montealegre-Z. *et al.* (2012) pueden ser subestimados de valores reales, debido a que las vibraciones de la vesícula auditiva han sido evaluadas a partir de las ondas de dispersión que viajan entre dos medios diferentes (el fluido de la vesícula y la cutícula esclerotizada del exoesqueleto). Lo cierto es que estas vibraciones son el resultado de los niveles de amplificación proporcionados por la acción de palanca de la placa timpánica (Figs. 2F, 4C) y por el fluido de la vesícula auditiva. Es racional preguntarse cómo y por qué la gruesa cutícula (Fig. 2E) que protege el órgano de la audición del saltamontes vibra. Es claro que debe haber un mecanismo de acople entre la cutícula y la vesícula auditiva, sin embargo es importante también observar la analogía de este fenómeno con el mecanismo de liberación o dispersión de ondas de presión acumuladas en el fluido de la cóclea de los mamíferos, el cual se explicó anteriormente.

La vesícula auditiva del saltamontes es ciega en un extremo, mientras que el otro extremo es abierto, presentando generalmente una estrecha conexión con el canal de hemolinfa (Fig. 2C). Esta conexión está además acompañada por un tapón de material coloidal. Como fluido, el líquido de la vesícula auditiva no se puede comprimir, por lo tanto cualquier cambio en la presión debe ser equilibrado en forma de disipación o liberación de energía. Este proceso de disipación en el oído interno del saltamontes se da a través de la cutícula dorsal y a través del canal de hemolinfa en la pata del insecto (Fig. 3C). La cantidad de energía disipada en cada medio (cutícula o canal de hemolinfa) puede variar entre diferentes especies y quizás este relacionada con el grado de estrechez de la conexión que comunica la vesícula con el canal de hemolinfa. Por ejemplo, cuando esta conexión es muy angosta se esperaría que las ondas de presión se disipen mejor hacia la cutícula dorsal. Los tettigonidae son un grupo muy diverso, con cerca de 7000 especies conocidas, por lo tanto sería muy probable encontrar muchas variaciones en el sistema auditivo y por supuesto en el de disipación de ondas de propagación en el oído. Pero en las especies estudiadas desde este punto de vista, esta hipótesis explicaría la alta resolución de las vibraciones obtenidas con vibrometría láser (Montealegre-Z. *et al.* 2012) las cuales, vistas a través de la cutícula dorsal, muestran claramente el movimiento de ondas viajando en el fluido de la vesícula. Por lo tanto, la cutícula dorsal y el canal de hemolinfa sirven como un medio dispersivo para liberar la energía acústica en el oído interno del saltamontes, desempeñando el papel de la ventana circular en la cóclea de los mamíferos.

### Diferencias entre los dos sistemas de audición (mamífero y saltamontes)

Se han mostrado aquí las similitudes funcionales entre el oído de los mamíferos y el oído de los saltamontes; sin embargo, es primordial resaltar las diferencias entre los dos sistemas. Las diferencias más notables son topología y simplicidad. *Topología*: el oído del saltamontes se encuentra en las patas delanteras, mientras que en los vertebrados se encuentra en el cráneo (Fig. 3A). *Simplicidad*: mientras que en los mamíferos la membrana basilar puede contener miles de células sensoriales en la cóclea del mamífero (Fettiplace y Hackney 2006; Ashmore 2008; Elliott y Shera 2012) (> 11,000 en la cóclea humana) en una disposición lineal de varios milímetros, la superficie de la *crista acústica* del saltamontes tiene entre 15 y 70 células sensoriales distribuidas en una serie lineal de 400 - 600 micras (Fig. 2d). La palabra "Simplicidad" debe usarse con cautela en este caso, pues debido a que el oído de los Tettogoniidae es diminuto no se ha explorado en su totalidad y es posible que el funcionamiento de este requiera de mecanismos mas complejos que los que se conocen hasta ahora.

Otro aspecto importante que merece referencia es que cada oído del saltamontes consta de dos membranas timpánicas (Fig. 2E), en comparación con el oído de los mamíferos que tiene una (Fig. 1). La presencia de dos membranas timpánicas en cada oído contribuye a mejorar la sensibilidad global de la audición en los saltamontes, doblando la fuerza de conversión transmitida a los mecanorreceptores.

Finalmente es importante señalar que los saltamontes requieren de un mecanismo especial que les permita reconocer la dirección de la fuente sonora debido al tamaño reducido de su cuerpo. Aún cuando los órganos timpánicos se encuentren separados por la distancia entre cada pata (la cual es mayor que la distancia que habría si los oídos estuvieran situados en la cabeza, como en los mamíferos), estos insectos deben estimar la diferencia en tiempo y en amplitud de la vibración entre los oídos de cada pata. En estos insectos este mecanismo se basa en identificar las diferencias de presión entre cada una de las superficies del tímpano (interna y externa) expuesta al sonido. El sonido llega primero a la superficie externa que a la interna debido a que dentro de la tráquea la velocidad del sonido se reduce hasta en un 50%. Además, debido al efecto de amplificación exponencial de la tráquea acústica, la presión es mayor en el lado interno que en el externo. Por lo tanto, el órgano timpánico del saltamontes y el cerebro deben analizar todas estas variables para detectar la dirección y distancia de la fuente sonora. El oído de los mamíferos es un receptor de presión normal, con una sola cara (la superficie externa) expuesta al sonido. La dirección del sonido en este caso se determina por la distancia entre los dos oídos y el efecto de sombra que impone la cabeza. En el primer caso se establecen diferencias temporales entre los dos oídos, mientras que en el segundo prima la dispersión de sonido alrededor de la cabeza lo cual produce diferencias de presión en cada lado.

### Literatura citada

- ASHMORE, J. 2008. Cochlear outer hair cell motility. *Physiological Reviews* 88, 173-210.
- BAILEY, W.J. 1990. The ear of the bushcreeper. In: Bailey, W.J. Rentz, D.C.F., (Eds.) *The tettigoniidae. Biology, systematics and evolution*. Crawford House Press, Bathurst, Australia, 217-247 p.
- BAILEY, W.J. 1993. The tettigoniid (Orthoptera, Tettigoniidae) ear - multiple functions and structural diversity. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 22: 185-205.
- BELWOOD, J.J.; MORRIS, G.K. 1987. Bat predation and its influence on calling behavior in neotropical katydids. *Science* 238, 64-67.
- BOISTEL, R.; AUBIN, T.; CLOETENS, P.; LANGER, M.; GILLET, B.; JOSSET, P.; POLLET, N.; HERREL, A. 2011. Whispering to the deaf: Communication by a frog without external vocal sac or tympanum in noisy environments. *Plos One* 6.
- BRADBURY, J.W.; VEHCENCAMP, S.L. 1998. *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- BRONZINO, J.D. 2006. *Biomedical engineering fundamentals*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.
- ELLIOTT, S.J.; SHERA, C.A. 2012. The cochlea as a smart structure. *Smart Materials and Structures* 21.
- FAURE, P.A.; HOY, R.R. 2000. The sounds of silence: Cessation of singing and song pausing are ultrasound-induced acoustic startle behaviors in the katydid *neoconocephalus ensiger* (Orthoptera; tettigoniidae). *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 186: 129-142.
- FETTIPLACE, R.; HACKNEY, C.M. 2006. The sensory and motor roles of auditory hair cells. *Nature Reviews Neuroscience* 7: 19-29.
- GREENBERG, S. 1997. The significance of the cochlear traveling wave for theories of frequency analysis and pitch. In: Lewis, E.R., Steele, C.; Lyon, R.F. (Eds.) *Diversity in auditory mechanics*. World Scientific Publishing, Singapore, 1-8 p.
- HEINRICH, R.; JATHO, M.; KALMRING, K. 1993. Acoustic transmission characteristics of the tympanal tracheas of bush-crickets (Tettigoniidae) .2. Comparative-studies of the tracheas of 7 species. *Journal of the Acoustical Society of America* 93: 3481-3489.
- HORNER, K.C. 1991. Old theme and new reflections - hearing impairment associated with endolymphatic hydrops. *Hearing Research* 52: 147-156.
- HORNER, K.C.; BARKWAY, C. 1986. Central auditory function in a hearing-impaired white-mouse. *Hearing Research* 23: 71-79.
- HORNER, K.C.; CAZALS, Y. 1990. Alterations of cap audiogram by increased endolymphatic pressure and its relation to hydrops. *Hearing Research* 45: 145-150.
- LANG, A.B.; KALKO, E.K.V.; ROMER, H.; BOCKHOLDT, C.; DECHMANN, D.K.N. 2006. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia* 146: 659-666.
- LEWIS, D.B. 1974. The physiology of the tettigoniid ear. I. The implications of the anatomy of the ear to its function in sound reception. *Journal of Experimental Biology* 60: 821-837.
- LOMAS, K.F.; GREENWOOD, D.R.; WINDMILL, J.F.C.; JACKSON, J.C.; CORFIELD, J.; PARSONS, S. 2012. Discovery of a lipid synthesising organ in the auditory system of an insect. *Plos One* 7, e51486.

- MICHELSSEN, A.; HELLER, K.G.; STUMPNER, A.; ROHRSEITZ, K. 1994. A new biophysical method to determine the gain of the acoustic trachea in bush-crickets. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology* 175: 145-151.
- MONTEALEGRE-Z, F. 2009. Scale effects and constraints for sound production in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): Generator morphology constrains signal parameters. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 355–366.
- MONTEALEGRE-Z, F.; JONSSON, T.; ROBSON-BROWN, K.A.; POSTLES, M.; ROBERT, D. 2012. Convergent evolution between insect and mammalian audition. *Science* 338: 968-971.
- MORRIS, G.K. 1999. Song in arthropods. In: Davey, K.G., (Ed.) *Encyclopedia of reproduction*. Academic Press, San Diego 508–517 p.
- OLDFIELD, B.P. 1982. Tonotopic organization of auditory receptors in tettigoniidae (Orthoptera, Ensifera). *Journal of Comparative Physiology* 147: 461-469.
- PALGHAT UDAYASHANKAR, A.; KÖSSL, M.; NOWOTNY, M. 2012. Tonotopically arranged traveling waves in the miniature hearing organ of bushcrickets. *Plos One* 7, e31008.
- PURVES, D.; AUGUSTINE, G.J.; FITZPATRICK, D.; HALL, W.C.; LAMANTIA, A.S.; MCNAMARA, J.O.; WHITE, L.E. 2012. *Neuroscience*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- RAMAMOORTHY, S.; ZHA, D.-J.; NUTTALL, A.L. 2010. The biophysical origin of traveling-wave dispersion in the cochlea. *Biophysical Journal* 99: 1687-1695.
- ROBERT, D. 2005. Directional hearing in insects. In: Popper, A.N.; Fay, R.R. (Eds.) *Sound source localization*. Springer-Verlag New York, 6-35 p.
- ROBINSON, D.J.; HALL, M.J. 2002. Sound signalling in Orthoptera. *Advances in Insect Physiology* 29, 151-278.
- ROBLES, L.; RUGGERO, M.A. 2001. Mechanics of the mammalian cochlea. *Physiological Reviews* 81, 1305-1352.
- ROBLES, L.; RUGGERO, M.A.; RICH, N.C. 1986. Basilar-membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. 1. Input-output functions, tuning curves, and response phases. *Journal of the Acoustical Society of America* 80: 1364-1374.
- ROBLES, L.; RUGGERO, M.A.; RICH, N.C. 1988. Nonlinear-interactions in the mechanical response of the cochlea to 2-tone stimuli. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 21: R326-R326.
- ROBLES, L.; RUGGERO, M.A.; RICH, N.C. 1997. Two-tone distortion on the basilar membrane of the chinchilla cochlea. *Journal of Neurophysiology* 77: 2385-2399.
- ROESSLER, W.; JATHO, M.; KALMRING, K. 2006. The auditory-vibratory sensory system in bushcrickets. In: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. (Eds.) *Insect sounds and communication: Physiology, behaviour, ecology and evolution*. Taylor & Francis, London, 35-69 p.
- ROMER, H. 1983. Tonotopic organization of the auditory neuropil in the bushcricket tettigonia-viridissima. *Nature* 306: 60-62.
- ROSOWSKI, J.J. 1991. The effects of external-ear and middle-ear filtering on auditory threshold and noise-induced hearing-loss. *Journal of the Acoustical Society of America* 90: 124-135.
- ROSSLER, W.; HUBSCHEN, A.; SCHUL, J.; KALMRING, K. 1994. Functional-morphology of bush-cricket ears - comparison between 2 species belonging to the phaneropterinae and decticinae (insecta, ensifera). *Zoomorphology* 114: 39-46.

- ROSSLER, W.; KALMRING, K. 1994. Similar structural dimensions in bush-cricket auditory organs in spite of different foreleg size - consequences for auditory tuning. *Hearing Research* 80, 191-196.
- RUGGERO, M.A.; TEMCHIN, A.N. 2002. The roles of the external, middle, and inner ears in determining the bandwidth of hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 13206-13210.
- SCHUMACHER, R. 1973. Morphologische untersuchungen der tibialen tympanalorgane von neun einheimischen laubheuschrecken-arten (orthopter, tettigonioidea). *Zeitschrift fur Morphologie* Ti 75: 267-282.
- SLAMA, M.C.C.; RAVICZ, M.E.; ROSOWSKI, J.J. 2010. Middle ear function and cochlear input impedance in chinchilla. *Journal of the Acoustical Society of America* 127: 1397-1410.
- VATER, M.; KÖSSL, M. 2011. Comparative aspects of cochlear functional organization in mammals. *Hearing Research* 273: 89-99.
- VON BÉKÉSY, G. 1960. *Experiments in hearing*. McGraw-Hill, New York.
- WINDMILL, J.F.C.; GOPFERT, M.C.; ROBERT, D. 2005. Tympanal travelling waves in migratory locusts. *Journal of Experimental Biology* 208: 157-168.
- WIT, H.P.; FEIJEN, R.A.; ALBERS, F.W.J. 2003. Cochlear aqueduct flow resistance is not constant during evoked inner ear pressure change in the guinea pig. *Hearing Research* 175: 190-199.
- YACK, J.E. 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects. *Microscopy Research and Technique* 63. 315-337.